

dale Extrempstellung und kann im Gelenk nicht weiter rückwärts verlagert werden. Beim Vorziehen bestimmen die oberen Schneidezähne die rostrale Extrempstellung der Mandibel. Das Vorziehen kann nur durch den bei den Nagern besonders kräftigen Musculus masseter erreicht werden (TURNBULL 1970). Beim Vorziehen werden vor allem der Vorderrand von M^1 und der Hinterrand von M_3 durch Druck beansprucht. Zu erwarten wäre demnach eine Verstärkung dieser Zähne in Zugrichtung des Musculus masseter, und diese Verstärkung ist tatsächlich deutlich erkennbar. Soweit die Molaren mehrere Wurzeln haben, sind ihre Endwurzeln verstärkt und in Zugrichtung des Musculus masseter orientiert. Bei dauerwachsenden, einwurzeligen Molaren (in der Literatur oft irreführend als „wurzellos“ bezeichnet) sind stattdessen die entsprechenden Wände abgeschrägt (Abb. 4). Diese Orientierung der Wurzeln habe ich bei vielen Nagerarten, so auch bei zahlreichen Muriden-, Arvicoliden-, Gerbillidenarten festgestellt. Würde die Nahrung beim Zurückziehen des Unterkiefers zermahlen, müßten die Endwurzeln von M^3 und M_1 schräg nach rückwärts und oben orientiert sein, was aber nicht der Fall ist. Aus der übereinstimmenden Richtung der Molarenwurzeln ist zu schließen, daß nicht nur bei *Rattus*, sondern auch bei den meisten übrigen Nagerarten, unter anderem auch bei den Arvicoliden und Otomyinen, die Zähne vor allem beim Vorziehen des Unterkiefers beansprucht werden.

Bei dieser Mahlbewegung können die Occlusalflächen der oberen und unteren Zahnreihe nicht über ihre gesamte Länge in Kontakt bleiben (Abb. 3). Vielmehr werden dabei die Vor-

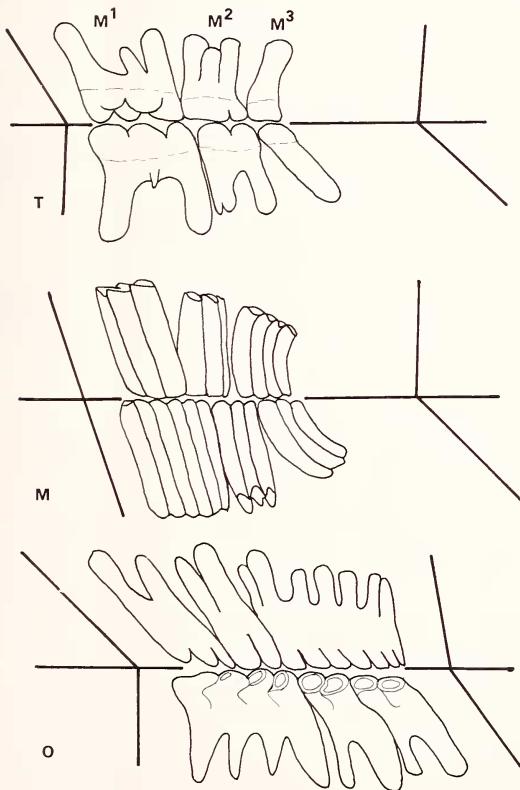


Abb. 4. Molaren von T = *Tatera robusta* (Gerbillidae), M = *Microtus arvalis* (Arvicolidae) und O = *Otomys tropicalis* (Otomyinae). Oben obere, unten untere Reihe. Querlinie Kauebene, daran ansetzende Striche ungefähre Richtung der benachbarten Randwurzel

derfläche von M_1 und die hintere Kaufläche von M^3 zunehmend freigelegt. Sie werden dabei entlastet und tragen nicht weiter zur Kaufunktion bei. Voraussetzung sind gleiche Länge von oberer und unterer Backenzahnreihe, volle Deckung der Zahnreihen zu Beginn der Mahlbewegung und Mahlen beim Vorziehen der Mandibel. Nach Tab. 2 sind die Kauflächen der oberen und unteren Zahnreihen auch bei den vermessenen Arvicoliden und bei *Otomys* annähernd gleich lang. Auch bei ihnen sind bei vollem Molarenkontakt die Schneidezähne deutlich getrennt. Wenn sie sich berühren, haben die Molaren eine der Abb. 3b für *Rattus* entsprechende Stellung. Demnach dürften auch bei Arvicoliden und Otomyinen die Enden von M_1 und M^3 weniger beansprucht werden als die restlichen Kauflächen.

Damit wäre eine abweichende Funktion von M_1 und M^3 im Vergleich zu den übrigen Molaren gefunden: Diese beiden größen- und formvariablen Zähne sind funktionell weniger stark eingespannt als die übrigen. Das führt zur Hypothese über die evolutiven Gründe für ihre Besonderheit: M^3 und M_1 sind deshalb besonders variabel, weil ihre Funktion weniger bedeutend ist und daher auch eine Funktionsminderung bei zufälliger Formänderung weniger nachteilig ist.

Hier wäre einzuwenden, warum gerade die funktionell weniger wichtigen Molaren bei Arvicoliden und Otomyinen meist größer und komplexer sind als ihre funktionell wichtigen Gegenspieler?

Die Antwort ergibt sich aus der Ernährungsweise. Vor allem die Nahrung der Arvicoliden – vorwiegend grüne Pflanzenteile, vielfach von Gräsern – bedarf gründlicher Zerkleinerung. Die Wirksamkeit der dazu benötigten Kauflächen nimmt mit ihrer Verlängerung und der Vermehrung querlaufender Schmelzbänder zu. So betragen bei den europäischen Muriden die Längen der oberen Molarenreihen etwa 16–18% der Condylabasallänge, bei den europäischen Arvicoliden sind es 22–25% und bei *Otomys tropicalis* ebenfalls 22%. Die Vergrößerung von M^3 und M_1 durch Anbau an den Enden war offensichtlich das Mittel zur Verlängerung der Zahnreihen. Bei einer solchen Entwicklung müssen die Zahnreihen gegeneinander verschoben worden sein, um sie in der Ausgangsstellung zur Deckung zu bringen und den Vorteil ihrer Verlängerung nutzen zu können.

Zusammenfassung

Es wird gezeigt, daß bei vielen Nagerarten der letzte obere und der erste untere Molar beim Kauen weniger beansprucht werden als die übrigen Backenzähne. Dies mag die Erklärung für die Evolution microtoider Molaren liefern: Hier wurden die Zahnreihen vor allem durch die Vergrößerung von M^3 und M_1 verlängert.

Literatur

- ANGERMANN, R. (1974): Die Zahnvariabilität bei Microtinen im Lichte von VAVILOV's „Gesetz der homologen Serien“. Symp. Theriologicum II, Proceedings. Prag, 61–73.
- FAHLBUSCH, V.; MAYR, H. (1975): Microtoide Cricetiden (Mammalia, Rodentia) aus der Oberen Süßwasser-Molasse Bayerns. Paläont. Z. 49, 78–93.
- FREUDENTHAL, M. (1976): Rodent stratigraphy of some Miocene fissure fillings in Gargano (prov. Foggia, Italy). Scripta Geol. 37, 1–23.
- TURNBULL, W. D. (1970): Mammalian masticatory apparatus. Fieldiana: Geology 18, 147–356.
- WEIJS, W. A. (1976): Mandibular movements of the albino rat during feeding. J. Morph. 145, 107–124.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. JOCHEN NIETHAMMER, Zoologisches Institut der Universität, Popelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Aktivitätsrhythmen und Winterschlaf

Untersuchungen am Gartenschläfer (*Eliomys quercinus* L., 1766)

Von R. JAEGER und H. HEMMER

Aus dem Institut für Zoologie der Universität Mainz

Eingang des Ms. 4. 10. 1979

Abstract

*Activity rhythms and hibernation. Studies on the garden dormouse (*Eliomys quercinus* L., 1766)*

Studied long-term motility patterns of garden dormice (*Eliomys quercinus* L., 1766). Analysis of auto-correlation and power spectra shows that the motoric activity in this species is governed by ultradian, circadian and infradian rhythms. The 24h rhythm appears as a beat produced by two oscillations in the 50 to 60 min range. Beat effects may also produce the infradian waves. The interaction of circadian, infradian and annual rhythms leads to a rhythmical organization of lethargy periods in winter, which explains the pattern of hibernation.

Einleitung

Obwohl der Begriff des Winterschlafes bereits den annualrhythmischen Charakter dieses Lethargieverhaltens beinhaltet, mehrten sich erst in letzter Zeit die Anhaltspunkte für eine mehrfach rhythmische Organisation dieses Phänomens. Dies gilt vornehmlich für den circannualen Rhythmus (HELLER und POULSON 1970; PENGELLY und ASMUNDSON 1972; BUTSCHKE 1975, 1977).

Das Zusammenfallen des Lethargiebeginns mit bestimmten Phasen circadianer Periodik einerseits, und die sich mehr oder minder regelhaft ändernde Dauer der Lethargiezeiten im Verlaufe der Winterschlafsaison andererseits lassen eine Synchronisation des Lethargieverhaltens mit physiologischen Rhythmen vermuten. Nach STRUMWASSER et al. (1967) laufen circadiane Rhythmen auch während tiefer Winterschlaflethargie weiter und kommen somit als Faktor für das intermittierende Aufwachen aus der Lethargie in Frage. Eine nähere Kenntnis über den Zusammenhang dieser Erscheinungen fehlt noch völlig (RATHS und KULZER 1976).

Zur Klärung dieser Fragen erscheint uns zunächst eine Analyse des rhythmischen Verhaltens der motorischen Aktivität von ausschlaggebender Bedeutung.

Material und Methode

Zu den Untersuchungen standen insgesamt 11 männliche Gartenschläfer (*Eliomys quercinus* L., 1766) aus der Umgebung von Ingelheim (Rheinhesen) zur Verfügung. Hiervon wurden 4 Tiere während der beiden Winterperioden 1977/78 und 1978/79 beobachtet, 2 nur in der ersteren und 5 im letzteren Zeitraum. Die Haltung erfolgte in 100 × 60 × 95 cm bzw. 100 × 50 × 80 cm großen Einzelkäfigen mit angehängten, zur Kontrolle durch Klarsichtschieber verschließbaren und abnehmbaren Nistkästen als Schlafplätze. Als Futter erhielten die Tiere ab libitum Sämereien, Äpfel und Hackfleisch. Die Käfige waren in einem unbeheizten Dachraum mit normalem Tageslichtgang und Dämpfung des Verlaufes der Außentemperatur untergebracht. Vom Januar 1978 bis zum März 1978 und vom Oktober 1978 bis zum März 1979 wurde täglich der Lethargiezustand sämtlicher Individuen überprüft und ihre jeweilige Nah-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/80/4504-0239 \$ 2.50/0

Z. Säugetierkunde 45 (1980) 239–244

© 1980 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

rungsaufnahme qualitativ kontrolliert. Während des gesamten Winterhalbjahres 1978/79 wurde ein Gartenschläfer in einem $40 \times 40 \times 20$ cm großen Käfig aus 5 mm dicken Kunststoffplatten mit Klarsichtdeckel und eingebautem Schlafkasten (auf einem ANIMEX Activity meter Typ S gehalten, mit dem die Tagessummen der motorischen Aktivität gemessen wurden. Im März 1978 erfolgten bei einem weiteren Tier mit dem gleichen Meßgerät und einem ANIMEX Counter Typ 1-X-O über 21 Tage Motilitätsregistrierungen in 5 min-Einheiten. Weitere Motilitätsmessungen im Frühjahr und Sommer 1978 dienten der Bestimmung von Temperatur- und Dauerlicht-/Dauerdunkel-Einflüssen auf die motorische Aktivität und ihre zeitliche Organisation (diese letzteren Studien durch MOHR 1978 und BECKER 1978).

Zur statistischen Auswertung der Daten stand ein Programm zur Berechnung der Autokorrelationsfunktion und des Leistungsdichtespektrums zur Verfügung, das nach von ORLICK und MLETZKO (1975) und PELL et al. (1977) gegebenen Grundlagen durch cand. nat. B. ROSENBAUM und Dipl.-Math. B. MÜLLER im Rechenzentrum der Universität Mainz erstellt wurde.¹ Als die zur Signifikanz einer Partial-schwingung zu überschreitende Grenze wurde mit BORNERT et al. (1975) der doppelte mittlere Rauschanteil des Frequenzspektrums gewählt. Zur Auflösung auch nahe beieinander liegender Maxima im Leistungsdichtespektrum auf der einen und zur Minimalisierung von Artefakten auf der anderen Seite arbeiteten die Verfasser vergleichend mit Zeitverschiebungen von $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{6}$ der zu analysierenden Meßserien und mit Leistungsdichtespektren in ungeglätteter und geglätteter Form.

Ergebnisse

Die motorische Aktivität des Gartenschläfers erweist sich als in vielfältiger Weise rhythmisch organisiert. Am schärfsten ausgeprägt ist die 24 h-Periodik, die im Leistungsdichtespektrum aus der 21 Tage langen 5 min-Intervall-Messung je nach Zeitverschiebung ($\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{6}$ der Meßserie) zu 23 h 27 min – 23 h 59 min erscheint (größte Annäherung an 24 h 00 min bei $\frac{1}{2}$ -Verschiebung). Im Dauerlicht wird sie im Sinne eines circadianen Rhythmus auf etwa $25\frac{1}{2}$ h verlängert, im Dunkel verkürzt (BECKER 1978). Das Bild der motorischen Aktivität im 24 h-Verlauf zeigt sich in der Regel als Schwingung von knapp 1 h Dauer mit zeitlich periodischer Amplitude, die nachts am höchsten ist und tagsüber auf 0 zurückgeht (Abb. 1). Ein solches Bild entspricht demjenigen einer Schwebung, also des Überlagerungs-

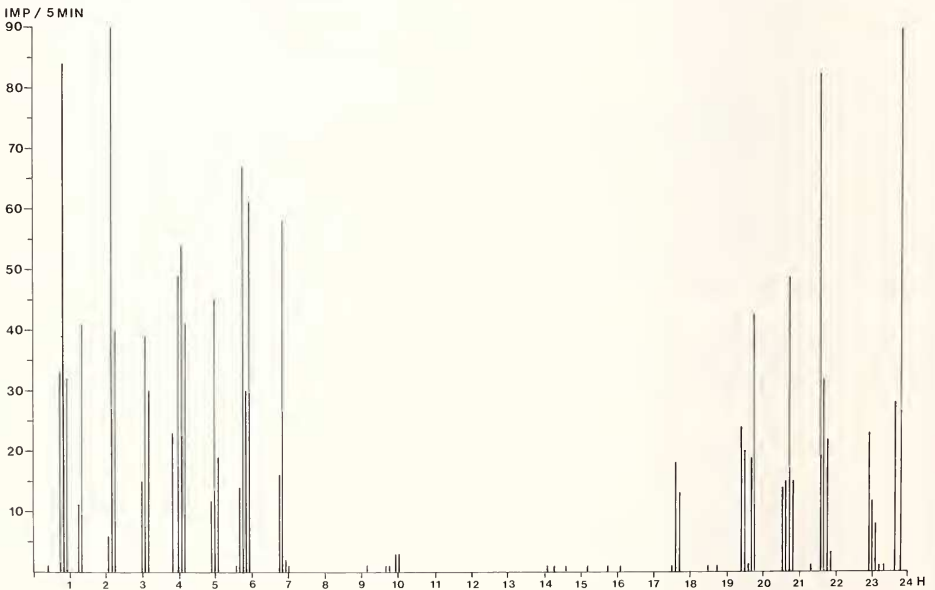


Abb. 1. Beispieldiagramm zum Tagesverlauf der motorischen Aktivität in 5 min – Werten; Sonnenaufgang hier 7.03 h, Sonnenuntergang 18.11 h. (IMP = Impulse der Aktivitätsregistrierung)

¹ Herrn B. ROSENBAUM sei für seine Mitarbeit bei den Rechenoperationen bestens gedankt.

effektes zweier harmonischer Schwingungen mit nur wenig voneinander verschiedenen Frequenzen. Tatsächlich finden sich die hierzu zu postulierenden Grundschiebungen im Bereich gegen 1 h als die beiden unter zahlreichen ultradianen ($T < 24$ h) Rhythmen im Leistungsdichtespektrum amplitudenmäßig am stärksten ausgeprägten und untereinander etwa gleich hohen Gipfel mit im Mittel (Zeitverschiebungen $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{6}$ der Meßserie) 53,81 min (53,76–53,83) und 55,74 min (55,51–55,97) Dauer, d. h. mit mittleren Frequenzen von 26,763/Tag und 25,835/Tag, was zu einer mittleren Schwebungsfrequenz von 0,928 und einer Variation von 0,819–1,024/Tag führt. Am Modell Gartenschläfer läßt sich somit der circadiane Rhythmus als Schwebungseffekt aus ultradianen Rhythmen darstellen.

Weitere, weniger stark als diejenigen im 1 h-Bereich hervortretende Ultradianrhythmen liegen bei knapp 12 h, 8 h, knapp 4 h, knapp $3\frac{1}{2}$ h, 63–66 min, 52–53 min, 46–47 min, 36–38 min, 31 min, 27–28 min und 21–24 min.

Im infradianen Bereich ($T < 24$ h) lassen sich sowohl über die Motilitätsmessungen, als auch über eine Stufenquantifizierung der Lethargie- und Nahrungsaufnahme-Beobachtungen bei nahezu allen Tieren eine Schwingung im Bereich von 3–4 Tagen und eine solche im Bereich zwischen 10 und 20 Tagen Dauer nachweisen, und zwar für die Motilität sowohl im Sommer, als auch im Winter. Weitere Rhythmen im 2-Tages- und im 5–8-Tages-Bereich treten nur teilweise hervor. Das mehrtägige Schwingungsbild bestimmend ist der 3–4-Tage-Rhythmus (Abb. 2, 3), dem der etwa zweiwöchige Rhythmus in Schwebungsform zu überliegen scheint. Für das Zustandekommen des letzteren sind wiederum nahe zusammen liegende Frequenzen im Bereich kürzerer Schwingungen zu suchen. Anhaltspunkte hierfür finden sich auf der einen Seite aus der 21-tägigen 5 min-Intervall-Registrierung. Hier tritt im ungeglätteten Leistungsdichtespektrum (bei $\frac{1}{2}$ -Zeitverschiebung der Meßserie) nahe dem 24 h-Gipfel ein unabhängiger Gipfel auf, der bei der Glättung im Abhang des 24 h-Rhythmus untergeht, und der einer Schwingung von 21 h 59 min entspricht. Mit der 24 h-Schwingung (errechnet als 23 h 59 min) zusammen ergäbe sie eine Schwebungsdauer von 11 Tagen. Eine andere mögliche Grundlage einer 14-Tage-Schwebung mag in dem das Mehrtagesbild der Aktivität bestimmenden 3–4-Tage-Rhythmus selbst bestehen. Bei 3 Tieren erscheinen im ungeglätteten, bei einem Individuum auch im geglätteten Leistungsdichtespektrum zwei benachbarte Gipfel getrennt, die im Mittel bei 3,0 und 3,9 Tagen liegen und somit eine 13-Tage-Schwebung errechnen lassen.

Die Tagessummen der Motilität korrelieren zwar hoch signifikant, aber nur sehr schwach mit der jeweiligen Minimaltemperatur ($r = 0,28$, $n = 143$, $p < 0,1\%$). Für die Minimaltemperatur wurde im Winterhalbjahr 1978/79 ein formal statistisch gesicherter, ansonsten aber unverständlicher 16-Tage-Rhythmus gefunden, der im Zusammenhang mit dieser Aktivitäts-Amplitudenmodulation durch die Temperatur für die Führung entsprechend langer Aktivitätsrhythmen diskutiert werden mag. Die zweiwöchige Aktivitäts-Periodik erscheint jedoch auch bei Registrierungen von Juli bis September bei Temperaturschwankungen von lediglich $\pm 2^\circ\text{C}$.

Das im Winter 1978/79 gleichzeitig der Tages-Motilitätsmessung und der Lethargie/Nahrungsaufnahme-Kontrolle unterworfenen Individuum belegt mit einer hoch gesicherten Korrelation von Motilität und quantifiziertem Aktivitätsmaß ($r = 0,504$, $n = 143$, $p < 0,1\%$) und identischer Lage des infradianen Hauptrhythmus die grundsätzliche Verwendbarkeit des Beobachtungs-quantifizierenden Verfahrens zu entsprechenden Berechnungen (Abb. 2). Vor allem die Messungen bei diesem Tier zeigen, daß eine täglich während der Lichtzeit vorgenommene Lethargie-Kontrolle allein einen irreführenden Eindruck vom Verlauf des Winterschlafes vermittelt. In einer über die Tageskontrollen scheinbar zusammenhängenden Lethargiephase Ende Oktober/Anfang November von insgesamt 21 Tagen war das Tier an 15 Tagen nachts voll aktiv, einschließlich Nahrungsaufnahme, während es in einer scheinbar 17-tägigen Lethargiephase im Januar tatsächlich nur zu 6 Tagen Null-Aktivität, von denen nur 2 aufeinander folgten, und zu 4 Tagen Minimalaktivität (1–5 Impulse) kam, die als zeitweiliges Aufwachen aus der Lethargie ohne darüber hinausgehende echte

Schlafunterbrechung zu verstehen ist. Die längste Gesamtphase minimaler und Null-Aktivität betrug in dieser Zeit 6 Tage.

Die aus dem Nahrungsverbrauch ermittelte längste zusammenhängende Ruhephase der anderen Gartenschläfer, die nicht in den Tod des Tieres ausmündete, betrug 9 Tage, die längste den Tagkontrolle allein zufolge scheinbare Lethargiephase jedoch 22 Tage. Im anderen Extrem blieb ein Ende Oktober erst 60 g schweres Tier den ganzen Winter über keine Nacht ganz ohne Nahrungsaufnahme, wurde aber tagsüber an 22 über die Zeit zwischen Anfang November und Ende Februar verteilten Tagen in Lethargie angetroffen. Die Aktivität in

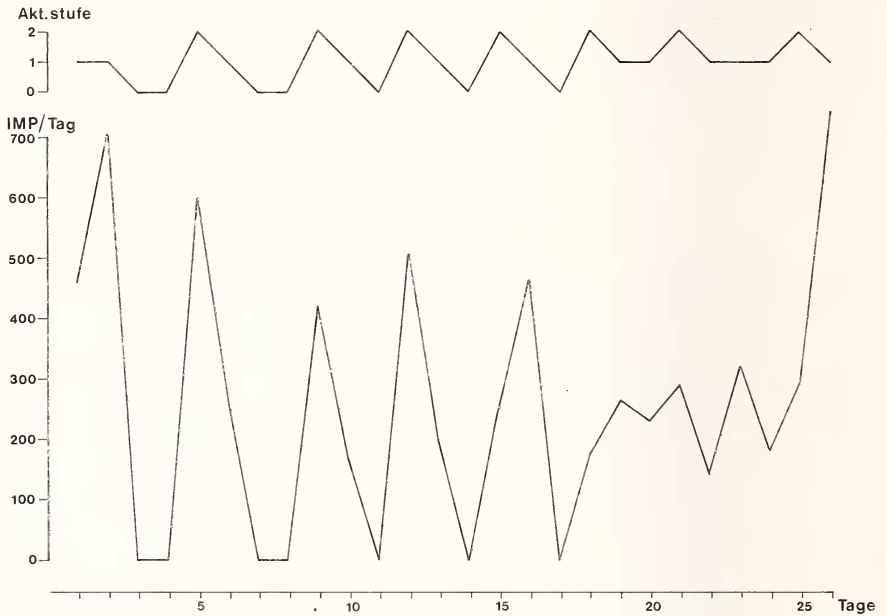


Abb. 2. Ausschnitt aus der Winterkurve der motorischen Aktivität eines Gartenschläfers. Tages-Motilitätswerte im Vergleich zur Stufenquantifizierung der Aktivität nach Wach/Lethargie/Nahrungsaufnahme-Kontrollen (oben)

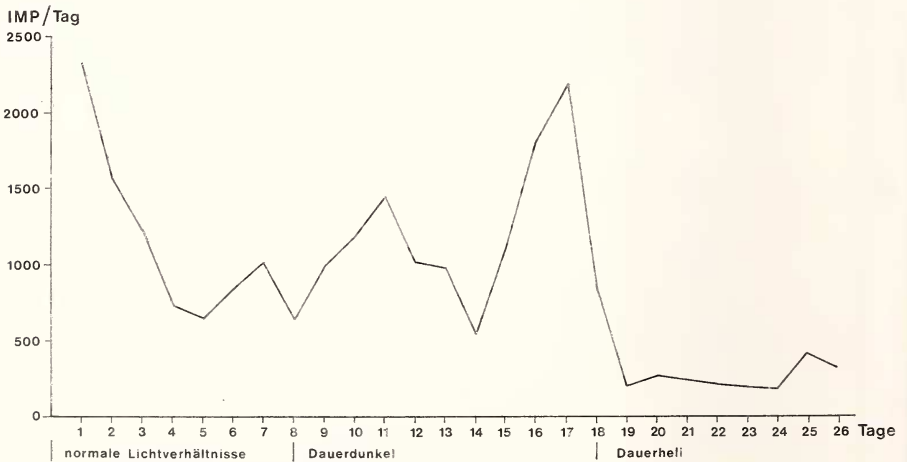


Abb. 3. Ausschnitt aus der Sommerkurve der motorischen Aktivität eines Gartenschläfers. Tages-Motilitätswerte unter normalem Helligkeitsgang, Dauerdunkel und Dauerhell